

1 The Biologist (Lima), 2026, vol. 24 (1), XX-XX.

2 DOI: <https://doi.org/10.62430/rb20262412071>

3 Este artículo es publicado por la revista The Biologist (Lima) de la Facultad de Ciencias Naturales y Matemática,
4 Universidad Nacional Federico Villarreal, Lima, Perú. Este es un artículo de acceso abierto, distribuido bajo los
5 términos de la licencia Creative Commons Atribución 4.0 Internacional (CC BY 4.0) [<https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/deed.es>] que permite el uso, distribución y reproducción en cualquier medio,
6 siempre que la obra original sea debidamente citada de su fuente original.
7



8

9

ORIGINAL ARTICLE / ARTÍCULO ORIGINAL

10

POPULATION DENSITY OF *OCYPODE GAUDICHAUDII* H. MILNE
EDWARDS & LUCAS, 1843 (DECAPODA: OCYPODIDAE) ON SANDY
BEACHES OF GUAYAS, ECUADOR

11

12

13

DENSIDAD POBLACIONAL DE *OCYPODE GAUDICHAUDII* H. MILNE
EDWARDS & LUCAS, 1843 (DECAPODA: OCYPODIDAE) EN PLAYAS
ARENOSAS DEL GUAYAS, ECUADOR

14

15

16

Divy Rodrigo-Calderón¹, John Ramos-Veliz^{2,3*} & Israel López-Rodríguez¹

17

18

¹Facultad de Ciencias Naturales, Universidad de Guayaquil, Av. Raúl Gómez
Lince y Av. Juan Tanca Marengo, Guayaquil, Ecuador.

19

20

² laboratorio de Investigación en Ecosistemas Acuáticos, Centro de Aguas y
Desarrollo Sustentable, Escuela Superior Politécnica del Litoral, Campus
Gustavo Galindo, Km 30.5 vía perimetral. Guayaquil, Ecuador.

21

22

23

³ CALAPPA “Investigando invertebrados acuáticos”, Guayaquil, Ecuador

24

*Corresponding autor: jarv2792@gmail.com

25

Rodrigo-Calderón *et al.*

26

Running Head: Population density of *Ocypode gaudichaudii*

27

28

Divy Rodrigo-Calderón:  <https://orcid.org/0009-0007-2573-072X>

29

John Ramos-Veliz:  <https://orcid.org/0000-0002-9325-7256>

30

Israel López-Rodríguez:  <https://orcid.org/0009-0004-5532-2864>

31

32

ABSTRACT

33

Sandy beaches provide recreational and tourism services and offer coastal
protection, in addition to serving as the habitat of the ghost crab *Ocypode*

34

35 *gaudichaudii* H. Milne Edwards & Lucas, 1843, where its populations may be
36 affected by human activities. In this regard, the population density and structure
37 of *O. gaudichaudii* were assessed on four beaches in the province of Guayas,
38 Ecuador, during May–June 2025, using the quadrat method to count burrows and
39 measure burrow entrance diameter (BED) as an indirect estimator of the crab's
40 body size; a total of 832 burrows were evaluated. The results showed that
41 Engabao was the beach with the highest number of organisms and the greatest
42 variability in burrow opening diameter, suggesting a more representative and
43 abundant population structure compared to the others. This study is a first step
44 toward future assessments of the ecological status of the sandy beaches of the
45 Ecuadorian mainland.

46 **Keywords:** Burrow count – Ghost crabs – Population assessment

47

48 RESUMEN

49 Las playas arenosas ofrecen servicios de recreación, turismo y protección
50 costera, además de ser el hábitat del cangrejo fantasma *Ocypode gaudichaudii*
51 H. Milne Edwards & Lucas, 1843, donde sus poblaciones pueden verse
52 afectadas por actividades antropogénicas. En este sentido, se evaluó la
53 densidad y estructura poblacional de *O. gaudichaudii* en cuatro playas de la
54 provincia del Guayas, Ecuador en el periodo de mayo-junio del 2025, a través
55 del método de cuadrantes contando las madrigueras y midiendo el diámetro de
56 apertura de madrigueras (DAM) como estimador indirecto del tamaño corporal
57 del cangrejo, en total se evaluaron 832 madrigueras. Los resultados arrojaron
58 que Engabao fue la playa con más organismos y mayor variabilidad en el
59 diámetro de apertura, lo que sugiere una estructura poblacional más
60 representativa y abundante en comparación con las demás. El presente estudio
61 es un primer paso para futuras evaluaciones del estado ecológico de las playas
62 arenosas del continente ecuatoriano.

63 **Palabras clave:** Cangrejos fantasmas – Conteo de madrigueras – Evaluación
64 poblacional

65

66 INTRODUCCIÓN

67 Las playas arenosas son ecosistemas cruciales que funcionan como barreras
68 naturales de las costas (Guha *et al.*, 2023), suelen ser áreas de concentración
69 de basura provenientes de las corrientes marinas y el oleaje (Putri *et al.*, 2024).
70 Son de interés socioeconómico y turístico cuyas actividades antropogénicas
71 tienen un impacto negativo al generar desechos y contaminación
72 (Bakhshianlamouki *et al.*, 2023; Pawar & Telave, 2023) Además, el tránsito de
73 personas a través de las pisadas compacta la arena alterando a la meiofauna
74 (Martínez *et al.*, 2020; Sarmiento *et al.*, 2011). Estos factores combinados
75 generan un desequilibrio ecosistémico, impactando a organismos excavadores
76 como los cangrejos (Shinoda *et al.*, 2019).

77 Los cangrejos fantasmas del género *Ocypode*, son comunes en las playas
78 arenosas (Shih *et al.*, 2016), construyen madrigueras con una profundidad que
79 varía de 3.3 hasta 37.6 cm de formas variables (Gül, 2022; Ishizaki *et al.*, 2023),
80 removiendo el sedimento hacia la superficie; se alimentan filtrando la arena
81 formando *pellets* que se acumulan alrededor de las madrigueras generando
82 cambios en la dinámica del sedimento en las playas (bioturbación) modificando
83 su geomorfología (Robertson & William, 1981; Ocaña *et al.*, 2012;) por tal motivo,
84 estudiar sus densidades poblacionales puede ser un buen indicador del estado
85 ecológico de las playas arenosas (Gül & Griffen, 2018; Lucrezi & Schlacher,
86 2014; Yong *et al.*, 2016).

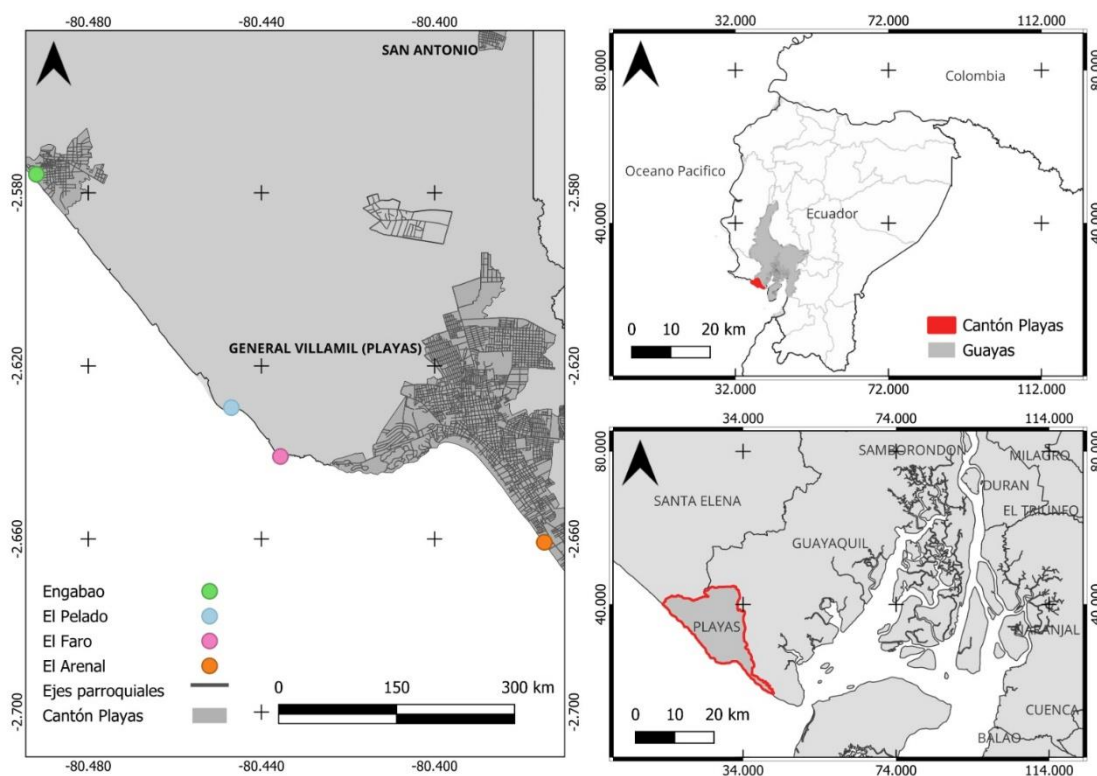
87 En Ecuador, *Ocypode gaudichaudii* H. Milne Edwards & Lucas, 1843 es el
88 cangrejo fantasma más representativo y ha sido el objeto de estudio en
89 diferentes playas arenosas del país, todas en la provincia de Manabí (Tumbaco
90 & Zambrano, 2023). Aunque ha sido reportada en las cinco provincias costeras
91 de Ecuador según la *Global Biodiversity Information Facility* (GBIF, 2026) se
92 desconoce el estado de sus poblaciones en aquellas fuera de Manabí. La
93 provincia del Guayas recibe una gran afluencia de visitantes por su cercanía con
94 la ciudad de Guayaquil y este flujo turístico ha generado un incremento en el
95 desarrollo de las actividades turísticas (Bravo, 2013). Por lo que, conocer la
96 densidad poblacional de *O. gaudichaudii* en sus playas es un primer paso para
97 futuras evaluaciones que ayuden a la toma de decisiones sustentables. Por lo
98 tanto, el presente estudio pretende estimar la densidad poblacional de *O.*

99 *gaudichaudii* a partir del conteo de madrigueras en cuatro playas arenosas de la
100 provincia del Guayas, Ecuador generando así una línea base sobre las
101 poblaciones de esta especie.

102

103 MATERIALES Y MÉTODOS

104 La provincia del Guayas presenta un clima tropical seco con una temperatura
105 que oscila entre 22.26 a 29 °C durante el año; sus playas tienen una extensión
106 de 14 Km aproximadamente (Sánchez, 2022). Las playas seleccionadas para el
107 presente estudio fueron: Engabao (2.581598265836N, 80.48867335700E), El
108 Arenal (2.63002422701N, 80.4484647328E), El Pelado (2.64076682772N,
109 80.4361197772E) y El Faro (2.681020177244N, 80.3557860125E) todas
110 ubicadas en el cantón General Villamil Playas. (Fig.1).



112 **Figura 1.** Localización de las áreas de muestreo (Engabao, El Pelado, El Faro
113 y El Arenal) en la provincia del Guayas, Ecuador.

114

115 Se realizaron dos muestreos por playa en el periodo mayo - junio del 2024,
116 durante los picos de marea baja. Para estandarizar la metodología, en el

117 intermareal de cada playa se estableció un área de 200 m²; se colocaron 12
118 transeptos perpendiculares a la línea de la costa; en cada transepto se
119 establecieron alternadamente 5 cuadrantes de 1 m² c/u, siguiendo el protocolo
120 de Tumbaco & Zambrano (2023), en total se analizaron 60 cuadrantes por playa
121 Posteriormente, en cada cuadrante se realizó el conteo y medición del diámetro
122 de apertura de madrigueras (DAM) con un calibrador digital de 0,1 mm de
123 precisión, bajo el supuesto de que el diámetro del agujero es proporcional al
124 tamaño del cangrejo (Quijon *et al.*, 2001).

125 Se realizaron análisis de estadística descriptiva y se determinaron diferencias
126 significativas entre playas tanto para el número como la apertura de las
127 madrigueras por medio del análisis de Kruskal-Wallis; para encontrar las
128 diferencias específicas se usó la prueba post-hoc de Dunn. Los análisis
129 estadísticos fueron realizados mediante el *software* estadístico Past 4.03.

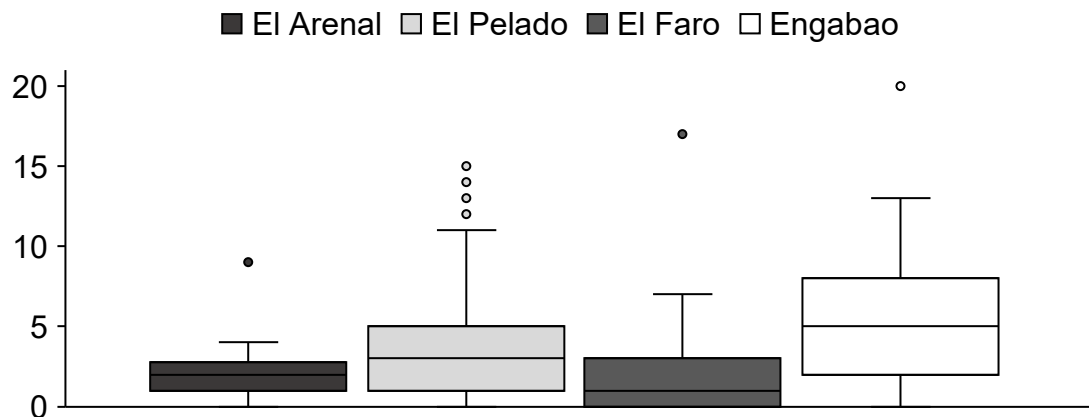
130 **Aspectos éticos:** Los autores declaran que no existe conflicto de intereses y no
131 se incumplieron normas legales para el presente estudio.

132

133 **RESULTADOS**

134 Un total de 832 madrigueras fueron contadas entre las cuatro playas, el número
135 de varió considerablemente entre playas, siendo el Faro y el Arenal quienes
136 tuvieron valores bajos y similares entre sí por transectos, Engabao con el valor
137 más alto en promedio de madrigueras (27.58 ± 15.3) seguida del Pelado con una
138 densidad intermedia entre las playas (Fig.2). El análisis de Kruskal-Wallis mostró
139 diferencias significativas entre playas con respecto al número de madrigueras (H
140 $= 17,35$; $p = 0,0006$) el cual varió, mostrando que en Engabao y el Pelado están
141 las mayores cifras con una amplia variabilidad. El análisis *post hoc*, indicó que
142 no hay diferencias significativas entre El Pelado y El Faro ($p < 0,05$); mientras
143 que, entre Engabao y el faro ($p = 0,001$) se encontraron diferencias significativas;
144 así como en Engabao y El Arenal ($p < 0,001$).

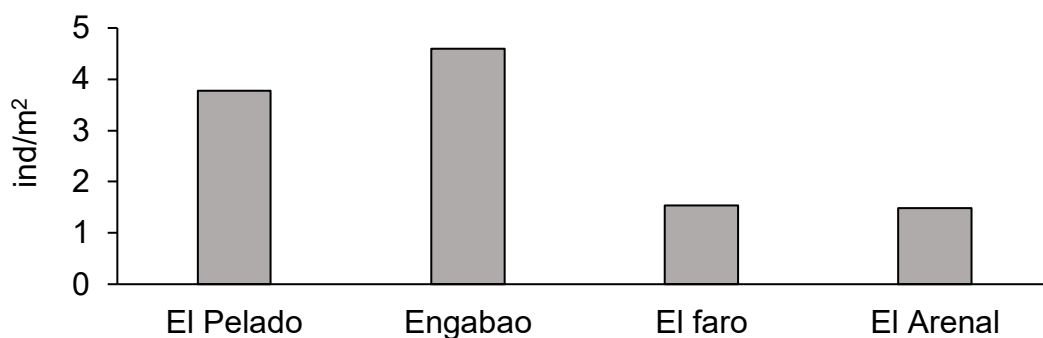
Número de madrigueras de *O. gaudichaudii* por cuadrante en playas de la provincia del Guayas



145 **Figura 2.** Diagrama de cajas mostrando la distribución del número de
 146 madrigueras de *O. gaudichaudii* por playas de la provincia del Guayas, Ecuador.
 147 La línea transversal representa la mediana; los bigotes el rango de los datos y
 148 los puntos son los *outliers*. El Arenal $\bar{X} = 1,78$; El Pelado $\bar{X} = 3,92$; El Faro $\bar{X} =$
 149 $1,85$; Engabao $\bar{X} = 5,52$.

151
 152 En la playa de Engabao la densidad poblacional fue de $4,60 \pm 4,36$ ind/m²
 153 superando a las demás, mientras el faro y el Arenal tuvieron valores bajos y
 154 similares ($1,54 \pm 2,55$ y $1,49 \pm 1,55$ respectivamente) (Fig 3).

Densidad de madrigueras de *O. gaudichaudii* por m²

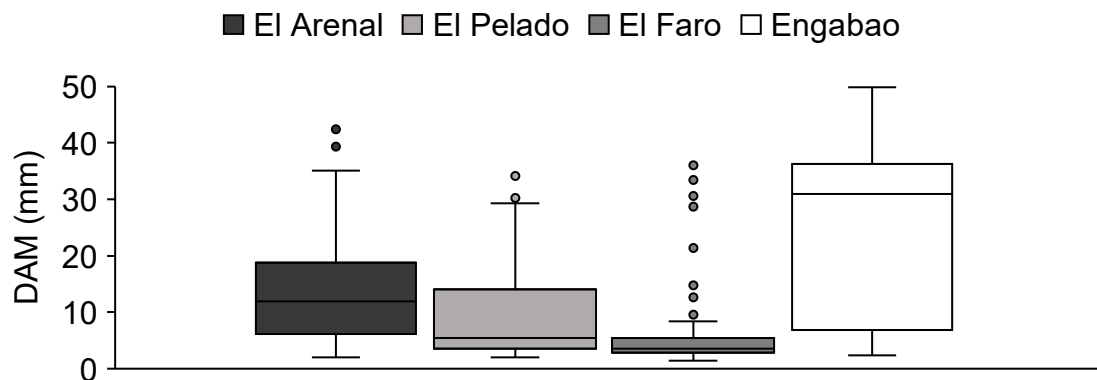


155 **Figura 3.** Gráfico de barras, cada barra representa la densidad poblacional
 156 promedio de madrigueras (ind) de *O. gaudichaudii* en playas arenosas de la
 157 provincia del Guayas, Ecuador.
 158

159 La prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis también mostró diferencias
 160 significativas entre playas con respecto al DAM ($H = 125$; $p = 6,404 \text{ E-}27$). Los
 161 resultados indicaron que, en la playa de Engabao, se encontraron los diámetros

162 más grandes con una alta dispersión, El Arenal tiene diámetros intermedios con
 163 algunos valores máximos que llegan a 35 aproximadamente, coincidiendo con
 164 Engabao en presentar una alta variedad del DAM; en El Pelado, hay madrigueras
 165 de menor tamaño y una dispersión moderada en comparación con las otras
 166 playas. Por último, en la playa de El Faro se encontraron dominando las
 167 madrigueras pequeñas con poca dispersión de datos, la presencia de datos
 168 atípicos, indican unos pocos organismos más grandes respecto a la distribución
 169 del DAM frecuentes en cada playa (fig.4) El post-hoc mostró diferencias
 170 significativas en todas las playas según al diámetro de madrigueras lo que indica
 171 que cada playa tiene una distribución de DAM distinta.

Distribucion del diametro de apertura de madriguera de *O. gaudichaudii* en playas de la provincia del Guayas



172
 173 **Figura 4.** Diagrama de cajas mostrando la distribución del DAM de *O.*
 174 *gaudichaudii* en cuatro playas de la provincia del Guayas, Ecuador. La línea
 175 transversal representa la mediana; los bigotes el rango de los datos y los puntos;
 176 los *outliers*. El Arenal $\bar{X} = 13,69$; El Pelado $\bar{X} = 7,87$; El Faro $\bar{X} = 7,84$; Engabao
 177 $\bar{X} = 24,81$

178

179 DISCUSIÓN

180 La densidad poblacional más alta encontrada en Engabao (4,60 ind/m²) no ha
 181 sido reportada en otros estudios poblacionales de *O. gaudichaudii* en Ecuador,
 182 Briones & Zambrano (2022) obtuvieron una densidad de 0,36 – 0,48 ind/m² y
 183 explican que el motivo de las bajas densidades se debe en su mayoría a factores
 184 como actividades antropogénicas, indicando que, a menor actividad humana,

185 mayor número de individuos. En este estudio, las cuatro playas no tienen una
186 fuerte presión antropogénica (i.e. actividades turísticas extremas o tránsito
187 constante de turistas), eso explicaría que los datos poblacionales son mayores y
188 da la apertura de que las variaciones poblacionales se debe a otros factores.

189 Estudios como el de Quijon *et al.* (2001) mencionan que la abundancia de
190 madrigueras de *O. gaudichaudii* es influida por la altura de la línea de residuos y
191 la pendiente de las zonas de playa. Además, Lucrezi (2015) menciona que las
192 poblaciones cangrejo fantasma responden a la morfodinámica de las playas,
193 siendo más numerosas en playas disipativas concordando con Pombo & Turra
194 (2017) para *O. quadrata*; estas playas se caracterizan por presentar arena fina y
195 oleaje de baja energía (Isla *et al.*, 2001), Engabao y El pelado son playas con
196 estas características bien marcadas, lo que explicaría las altas densidades de
197 cangrejos.

198 En cuanto al DAM, Pombo & Turra (2013) mencionan que estimar la densidad
199 de cangrejos fantasmas por medio de madrigueras tiene complicaciones que
200 pueden llevar a una estimación sesgada pero que puede ser tratada para
201 minimizar el error. Schlacher *et al.* (2016) por su parte, indican que una relación
202 entre la profundidad y el diámetro de la madriguera son lo adecuado para evaluar
203 las poblaciones de cangrejos fantasmas; sin embargo, aquello fue una limitante
204 en el presente estudio. No obstante, bajo el supuesto de que el diámetro de las
205 madrigueras son el reflejo del tamaño de los cangrejos, tenemos que los
206 promedios elevados en Engabao indican la presencia de organismos adultos y
207 de mayor tamaño de *O. gaudichaudii*, mientras que, la gran cantidad de
208 diámetros pequeños en El Pelado y el Arenal demuestran el dominio de
209 organismos juveniles. Así mismo, la alta desviación estándar en Engabao (DE =
210 14,73) demuestra que en esta playa existe una mayor heterogeneidad en la
211 estructura poblacional, sugiriendo la presencia de organismos de diferentes
212 tamaños.

213 En las demás playas cuyos valores de DAM fueron bajos probablemente se
214 encuentren poblaciones en recuperación o posibles áreas de reclutamiento, pero
215 dado a que el periodo de estudio es muy corto, es necesario realizar muestreos
216 más robustos para confirmarlo.

217 Se estimó la densidad poblacional de *O. gaudichaudi* a través del conteo de
218 madrigueras en cuatro playas arenosas de la provincia del Guayas, Ecuador. En
219 Engabao, se encontró la mayor abundancia de madrigueras y un amplio rango
220 de DAM, evidenciando una heterogeneidad en la estructura poblacional de *O.*
221 *gaudichaudii*, en comparación con las demás playas (El Faro, El Pelado y El
222 Arenal). Estos resultados aportan una línea base que ayudará al manejo y futuras
223 evaluaciones de las playas arenosas de la provincia del Guayas y el litoral
224 continental ecuatoriano.

225 **Author contributions: CRediT (Contributor Roles Taxonomy)**

226 **DRC** = Divy Rodrigo-Calderon

227 **JRV** = John Ramos-Veliz

228 **ILR** = Israel Lopez-Rodríguez

229

230 **Conceptualization:** JRV

231 **Data curation:** DRC

232 **Formal Analysis:** JRV

233 **Funding acquisition:** DVR, ILR

234 **Investigation:** DVR, JRV

235 **Methodology:** DVR, JRV, ILR

236 **Project administration:** DVR

237 **Resources:** DVR

238 **Software:** DVR, JRV

239 **Supervision:** JRV

240 **Validation:** JRV

241 **Visualization:** JRV

242 **Writing – original draft:** JRV

243 **Writing – review & editing:** JRV, DRC

244

245 **REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS**

246 Bakhshianlamouki, E., Augustijn, E. W., Brugnach, M., Voinov, A., & Wijnberg, K. (2023).

247 A participatory modelling approach to cognitive mapping of the socio-environmental

- 248 system of sandy anthropogenic shores in the Netherlands. *Ocean and Coastal*
249 *Management*, 243, 106739.
- 250 Bravo, N. (2013). *Diseño de un plan de negocios para la creación de una operadora*
251 *turística, en el cantón General Villamil Playas de la provincia del Guayas*. [Tesis de
252 titulación, Universidad de Milagro].
- 253 Briones, L., & Zambrano, R. (2022). Densidad y tamaño poblacional del cangrejo
254 fantasma (*Ocypode Gaudichaudii*) en cuatro playas del ecuador continental. *Innova*
255 *Biology Sciences*, 2, 80–93.
- 256 GBIF (2026). *Ocypode gaudichaudii* H.Milne Edwards & Lucas, 1843
257 <https://www.gbif.org/search?q=Ocypode%20gaudichaudii>
- 258 Guha, S., Paul, A. K., & Sardar, J. (2023). The Importance of shoreline beaches for
259 coastal tourism potential and their diversities on the odisha coast. In: Paul, A.K.,
260 Paul, A. (eds). *Crisis on the Coast and Hinterland*. Springer. pp 177–188.
- 261 Gül, M. R. (2022). Variation in burrow morphology of ghost crab *Ocypode cursor*
262 (Linnaeus, 1758) under human influence. *Ege Journal of Fisheries and Aquatic*
263 *Sciences*, 39, 145–150.
- 264 Gül, M. R., & Griffen, B. D. (2018). Impacts of human disturbance on ghost crab burrow
265 morphology and distribution on sandy shores. *PLoS ONE*, 13, e0209977.
- 266 Ishizaki, Y., Ogura, M., Takahashi, C., Kaneko, M., Imura, A., & Shiino, Y. (2023). Burrow
267 morphology of ghost crab *Ocypode stimpsoni* on Ikarashi beach, Niigata, Japan.
268 *Plankton and Benthos Research*, 18, 1–12.
- 269 Isla, F. I., Bértola, G. R., & Schnack, E. J. (2001). Morfodinámica de playas meso y
270 macromareas de Buenos Aires, Río Negro y Chubut. *Latin American Journal of*
271 *Sedimentology and Basin Analysis*, 8, 51–60.
- 272 Kerpen, N. B., Schlurmann, T., Schendel, A., Gundlach, J., Marquard, D., & Hüpgen, M.
273 (2020). Wave-Induced Distribution of Microplastic in the Surf Zone. *Frontiers in*
274 *Marine Science*, 7, 590565.
- 275 Lucrezi, S. (2015). Ghost crab populations respond to changing morphodynamic and
276 habitat properties on sandy beaches. *Acta Oecologica*, 62, 18–31.
- 277 Lucrezi, S., & Schlacher, T. A. (2014). The ecology of ghost crabs. *Oceanography and*
278 *Marine Biology: An Annual Review*, 52, 201–256.

- 279 Martínez, A., Eckert, E. M., Artois, T., Careddu, G., Casu, M., Curini-Galletti, M., Gazale,
280 V., Gobert, S., Ivanenko, V. N., Jondelius, U., Marzano, M., Pesole, G., Zanello, A.,
281 Todaro, M. A., & Fontaneto, D. (2020). Human access impacts biodiversity of
282 microscopic animals in sandy beaches. *Communications Biology*, 3, 1–9.
- 283 Ocaña, F. A., Vega, A., & Córdova, E. A. (2012). Distribución espacial de *Ocypode*
284 *quadrata* (Decapoda: Ocypodidae) en ocho playas de la zona norte oriental de
285 Cuba. *Revista de Biología Tropical*, 60, 1177–1186.
- 286 Pawar, G.P., & Telave, A.B. (2023). Biodiversity, Biocleansing and Anthropogenic
287 Activities on the two Tourist Beaches of Raigad, Maharashtra, India. *Ecology,*
288 *Environment and Conservation*, 29, 891–895.
- 289 Pombo, M., & Turra, A. (2013). Issues to be considered in counting burrows as a
290 measure of atlantic ghost crab populations, an important bioindicator of sandy
291 beaches. *PLoS ONE*, 8, e83792.
- 292 Pombo, M., & Turra, A. (2017). Variation in the body growth parameters of the ghost crab
293 *Ocypode quadrata* from morphodynamically distinct sandy beaches. *Brazilian*
294 *Journal of Oceanography*, 65, 656–665.
- 295 Porter, C. E. (1913). Sinopsis de los Ocypodidae de Chile. *Boletín Museo Nacional de*
296 *Historia Natural*, 5, 313–318.
- 297 Putri, S. E. N., Yona, D., Setyawan, F. O., & Pangestuti, E. (2024). Analisis Kualitas
298 Pantai Berdasarkan Keberadaan Sampah di Pantai Wisata Bahak, Probolinggo.
299 *Jurnal Ilmu Lingkungan*, 22, 1009–1016.
- 300 Quijon, P., Jaramillo, E., & Contreras, H. (2001). Distribution and habitat structure of
301 *Ocypode gaudycaudii* H. Milne Edwards y Lucas, 1843, in sandy beaches of
302 northern Chile. *Crustaceana*, 74, 91–103.
- 303 Robertson, J. R., & William, P. J. (1981). Deposit-feeding by the ghost crab *Ocypode*
304 *quadrata* (Fabricius). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 56, 165–
305 177.
- 306 Sánchez, D. (2022). *Análisis de la variabilidad climática en el cantón Playas provincia*
307 *del Guayas, durante los periodos 2000-2020*. [Tesis Doctoral, Universidad Agraria
308 del Ecuador].
- 309 Sarmiento, V. C., Barreto, A. F. S., & Santos, P. J. P. (2011). The response of meiofauna
310 to human trampling on coral reefs. *Scientia Marina*, 75, 559–570.

- 311 Schlacher, T. A., Lucrezi, S., Peterson, C. H., Connolly, R. M., Olds, A. D., Althaus, F.,
312 Hyndes, G. A., Maslo, B., Gilby, B. L., Leon, J. X., Weston, M. A., Lastra, M.,
313 Williams, A., & Schoeman, D. S. (2016). Estimating animal populations and body
314 sizes from burrows: Marine ecologists have their heads buried in the sand. *Journal*
315 *of Sea Research*, 112, 55–64.
- 316 Shih, H. Te, Ng, P. K. L., Davie, P. J. F., Schubart, C. D., Türkay, M., Naderloo, R., &
317 Jones, D. (2016). Systematics of the family Ocypodidae Rafinesque, 1815
318 (Crustacea: Brachyura), Based on phylogenetic relationships, With a reorganization
319 of subfamily rankings and a review of the taxonomic status of *Uca* Leach, 1814,
320 *Sensu lato* and its subgenera. *Raffles Bulletin of Zoology*, 64, 139–175.
- 321 Shinoda, A., Fujiwara, S. ichi, Niiya, H., & Katsuragi, H. (2019). Physical constraints on
322 sand crab burrows: Mechanical properties of wet sand explain the size and spatial
323 distributions of burrows on beaches. *PLoS ONE*, 14, 1–20.
- 324 Tumbaco, K., & Zambrano, R. (2023). Comparison of two methods to estimate the
325 population density of *Ocypode gaudichaudii*. *Anales de Biología*, 45, 23–31.
- 326 Yong, A. Y. P., Lim, S. S. L., Yong, A. Y. P., & Lim, S. S. L. (2016). The potencial of
327 *Ocypode ceratophthalmus* (Pallas, 1772) as a bioindicator of human disturbance on
328 Singapore beaches. *Crustaceana*, 82, 1579–1597.

329 Received December 7, 2025.

330 Accepted March 29, 2026.

331